Caldasia 23(1): 155-162

PATRONES DE ARQUITECTURA FOLIAR EN LA SUBTRIBU CONCEVEIBINAE (EUPHORBIACEAE)

José Murillo-A.
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, D. C., Colombia. jmurillo@ciencias.unal.edu.co

RESUMEN

La arquitectura foliar de las especies de la subtribu Conceveibinae es de gran valor taxonómico. El patrón de la venación secundaria, el número de venas terciarias y el desarrollo, el arreglo y la forma de las aréolas están entre los caracteres más útiles para separar especies o grupos de especies. Las aréolas tienen importancia para separar las secciones; en la sección *Gavarretia* tienen desarrollo imperfecto, en tanto que en la sección *Conceveiba* son incompletas o bien desarrolladas. La venación de las especies de *Conceveiba* es pinnada craspedódroma o pinnada semicraspedódroma, con excepción de *C. martiana*, *C. maynasensis*, *C. ptariana* y *C. pleiostemona* en las que es actinódroma. El número de pares de venas secundarias usualmente es menor de 10. La venación terciaria es percurrente y frecuentemente oblicua. La venación marginal es areolada y no hay venas intersecundarias. El mayor orden de venación está entre 5° y 7°, en general las venas de 4° y 5° orden son ortogonales. Los resultados obtenidos del estudio de éstos caracteres apoyan la inclusión de los géneros *Gavarretia* y *Polyandra* bajo *Conceveiba*, único género de la subtribu, y la separación de las secciones *Conceveiba* y *Gavarretia*.

Palabras clave. Arquitectura foliar, *Conceveiba*, Conceveibinae, Euphorbiaceae.

ABSTRACT

The leaf architecture of the species of the subtribe Conceveibinae is of great taxonomic value. The pattern of the secondary venation, the number of tertiary veins and the development, arrangement and forms of the areolations are the most useful characters to separate species or groups of species. The areolation is important to separate the sections; in the sect. *Gavarretia* has imperfect development, while the sect. *Conceveiba* is incomplete or developed. Venation in *Conceveiba* is pinnate craspedodromous or pinnate semicraspedodromous, except for *C. martiana, C. ptariana, C. maynasensis*, and *C. pleiostemona* where it is actinodromous. The number of pairs of secondary veins is usually less than 10. The tertiary venation is percurrent and frequently oblique. The marginal venation is looped and there are not intersecondary veins. The largest venation order is between 5° and 7°; in general the veins of 4° and 5° orders are orthogonal. The results of this study support as well as inclusion of *Gavarretia* and *Polyandra* in *Conceveiba*, and the separation of the sections *Conceveiba* and *Gavarretia*.

Key words. Leaf architecture, *Conceveiba*, Conceveibinae, Euphorbiaceae.

INTRODUCCIÓN

La arquitectura foliar representa una herramienta importante en el trabajo taxonómico-sistemático; es así como desde los estudios de Hickey (1973), quien organizó y desarrolló la terminología de la venación de las hojas de las dicotiledóneas, se ha incrementado la información que proporcionan estos caracteres en diferentes grupos taxonómicos. Dentro de los patrones arquitecturales el tipo de hoja, la configuración de los tres primeros órdenes de venas y la margen son los caracteres taxonómicos más importantes que dan soporte a la clasificación de las dicotiledóneas (Hickey & Wolfe 1975).

Entre las Euphorbiaceae la arquitectura foliar es de gran valor taxonómico, puesto que ha permitido reconocer la mayoría de las tribus de la subfamilia Pyllanthoideae (Levin 1986), de acuerdo con la clasificación propuesta por Webster (1975). Se ha sugerido que la familia debería estar en el orden Violales, de la subclase Dilleniidae, mas que en las Rosiidae (Levin 1986), debido a la presencia de dientes teoides y a una incipiente venación actinódroma en la mayoría de los taxones, caracteres que se han considerado primitivos dentro de la familia.

A pesar de la importancia de los estudios de la arquitectura foliar en Euphorbiaceae, son pocos los grupos taxonómicos investigados bajo esta disciplina. Sehgal & Paliwal (1974) trabajaron en *Euphorbia* L, Levin (1986) analizó la mayoría de los géneros de la subfamilia Phyllanthoideae y Rollet et al. (1990) compararon 15 especies de diferentes géneros, entre ellas *C. guianensis* Aubl. única especie investigada de la subtribu Conceveibinae Webster.

La subtribu Conceveibinae pertenece a la tribu Alchornae y se ha considerado que está formada por los géneros *Conceveiba* Aubl., *Gavarretia* Baill. y *Polyandra* Leal (Webster 1975, 1994). Estos han sido separados principalmente por la posición de la inflorescencia masculina, la fusión de los sépalos femeninos y el número de carpelos (Leal 1951, Jablonski 1967, Webster 1994). Sin embargo, con la revisión de nuevas colecciones y la descripción de nuevas especies (Mcpherson 1996, Murillo 2000 a, b) se tienen evidencias que no es adecuada la separación de los taxones en tres géneros, por lo cual se ha propuesto incluir a todas las especies bajo *Conceveiba* (Murillo 1996, 2000 a, b). En el estudio sistemático de la subtribu Conceveibinae (Murillo 2000 a) se vió la necesidad de utilizar otra fuente de caracteres para establecer las relaciones de parentesco en la subtribu, por lo tanto, en este estudio se analiza la arquitectura foliar de las especies de Conceveibinae y se evalúa su valor diagnóstico.

MÉTODOS

Se seleccionaron hojas adultas en buen estado de las especies de *Conceveiba* para estudiar la arquitectura foliar, colecciones representtivas se citan en el anexo 1. Las láminas fueron diafanizadas con KOH al 10%, mediante calentamiento a temperatura de ebullición. Estas fueron retiradas de la solución varias veces para remover el mesófilo con un cepillo. Posteriormente se decoloraron con hipoclorito de sodio comercial y se tiñeron con safranina al 1% en etanol, para contrastar las venas. La arquitectura se definió y se describió de acuerdo con la terminología propuesta por Hickey (1973).

RESULTADOS

Patrón de venación de grandes venas

La venación en Conceveibinae es generalmente pinnada craspedódroma o pinnada semicraspedódroma (Figs. 1, 2; Tabla 1); a veces puede ser mixta y en este caso el ápice de la lámina es pinnada broquidódroma (Fig. 3). En

C. pleiostemona D. Smith, *C. maynasensis* R. Secco, *C. martiana* Baill. y *C. ptariana* (Steyerm.) Jabl. es actinódroma (Fig. 4). El recorrido de la vena media es derecho y generalmente no ramificado, con excepción de aquellas especies con venación actinódroma. Las venas secundarias generalmente son uniformemente curvadas, a veces son derechas y en la mayoría de las especies no son ramificadas (Tabla 1), excepto en *C. latifolia* Benth, *C. martiana*, *C. pleiostemona* y *C. ptariana* (Figs. 3, 4) con ramificaciones en el ápice de las venas.

El número de pares de venas secundarias puede alcanzar 10 ó más en *C. parvifolia* McPherson, *C. pleiostemona*, *C. rhytidocarpa* Müll. Arg., *C. santanderensis* J. Murillo, *C. terminalis* (Baill.) Müll. Arg. y *C. tristigmata* J. Murillo, en las restantes especies varía entre 5 y 9 pares. El ángulo de divergencia entre la vena media y el origen de las secundarias varía entre 30° en *C. ptariana* y 80° en *C. hostmannii* Benth. (Tabla 1), evidenciandose en general que es más obtuso hacia el ápice de la lámina, pero en algunos casos es uniforme a lo largo de toda la hoja como en *C. maynasensis*.

La venación terciaria es percurrente y en la mayoría de las especies oblicua (Figs. 1-4, Tabla 1), a veces es perpendicular en *C. martiana* y *C. ptariana*. El mayor número de venas está presente en *C. martiana* con 33 a 40 venas y con menos de 9 en *C. rhytidocarpa* y *C. terminalis*; las restantes especies tienen entre 9 y 33 venas (Figs. 1-4).

Todas las especies tienen venación marginal areolada (Fig. 5). Las venas opadiales (intersecundarias) son ausentes en la subtribu Conceveibinae.

Patrón de venación de pequeñas venas

En general, el mayor orden de venación de las láminas en Conceveibinae va de 5° a 6°, pero en *C. guianensis*, *C. hostmannii*, *C. latifolia* y *C. prealta* (Croizat) Punt ex J. Murillo alcanzan hasta 7° orden (Tabla 1). De acuerdo al curso que siguen las venas cuaternarias se clasifican como ortogonales (Tabla 1), es decir, se originan en ángulos rectos y según su relación con las venas terciarias son percurrentes (Fig. 7), sólo *C. terminalis* tiene un curso al azar. Las venas de 5° orden en general son ortogonales (Figs. 6, 7), excepto en *C. santanderensis*, *C. terminalis* y en *C. tristigmata* que son al azar.

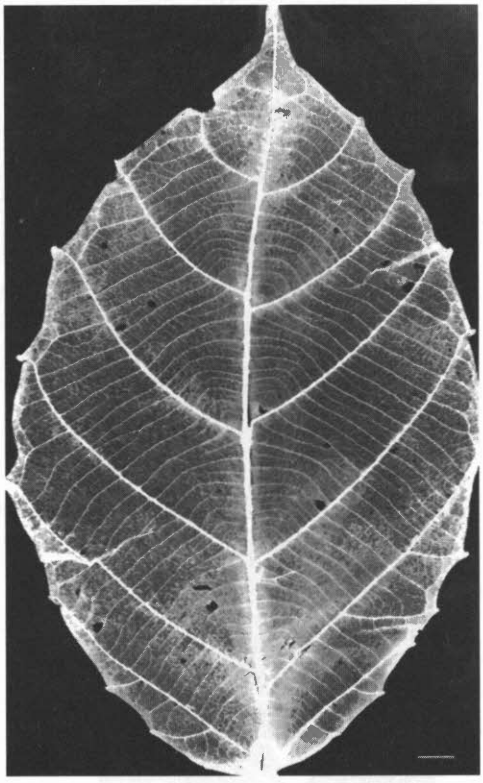

Figura 1. Venación de *C. guianensis* (*J. Murillo 83*). (Barra = 1 cm).

Areolación

Las aréolas son las áreas más pequeñas del tejido foliar rodeado por venas, todo el conjun-

to de aréolas y sus características se conoce como areolación. Las aréolas están bien desarrolladas y exhiben una forma cuadrangular a poligonal en *C. martiana*, *C. maynasensis*, *C. pleiostemona* y *C. ptariana* (Fig. 6), son imperfectas en *C. prealta*, *C. santanderensis*, *C. terminalis* y en *C. tristigmata* o son incompletas en las demás especies (Fig. 7). El arreglo de las aréolas en la mayoría de taxones es orientado. En general, hay una vénula incluida dentro de cada aréola, a veces dos o tres y están ausentes en *C. maynasensis*, *C. ptariana* y a veces en *C. martiana*, *C. prealta*, *C. pleiostemona* y *C. tristigmata* (Fig. 6, Tabla 1). Las vénulas son simples y lineares hasta 4 veces ramificadas, a veces son curvas en *C. pleiostemona*.

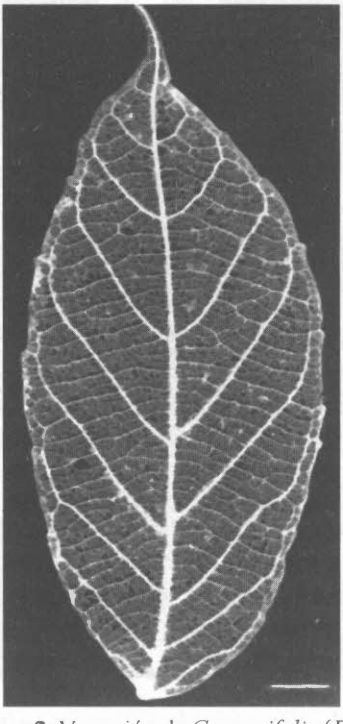

Figura 2. Venación de *C. parvifolia* (*R. Bernal 580*). (Barra = 1 cm).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los caracteres de la arquitectura foliar de las especies de la subtribu Conceveibinae son de gran valor taxonómico. Las características más importantes en la diferenciación de las especies son el patrón de la venación secundaria, el número de venas terciarias y el desarrollo, el arreglo y la forma de las aréolas. Estas últimas permiten separar las secciones *Conceveiba* y *Gavarretia*, pero no los géneros *Gavarretia* y *Polyandra*, lo cual confirma su inclusión bajo *Conceveiba*, único género de la subtribu Conceveibinae (Murillo 2000 b).

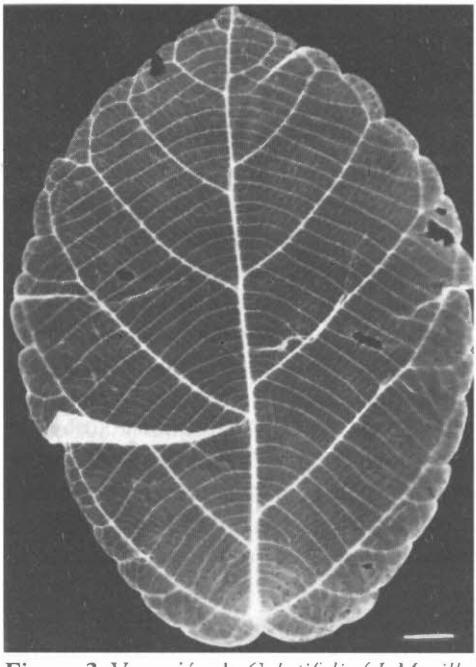

Figura 3. Venación de *C. latifolia* (*J. Murillo 26*). (Barra = 1 cm).

De acuerdo al patrón de venas primarias (Sehgal & Paliwal 1974) y secundarias (Hickey 1973), *Conceveiba* se puede dividir en dos grupos de especies; el primero presenta tres venas primarias y la venación secundaria corresponde a la actinódroma, este patrón se encuentra en *C. martiana*, *C. maynasensis*, *C. pleiostemona* y *C. ptariana*. En el segundo grupo se encuentra la mayoría de taxones y presenta una sola vena primaria y su patrón de venación secundaria es pinnada craspedódroma o pinnada semicraspedódroma, este último arreglo arquitectural no es común en las Euphorbiaceae (Rollet et al. 1990).

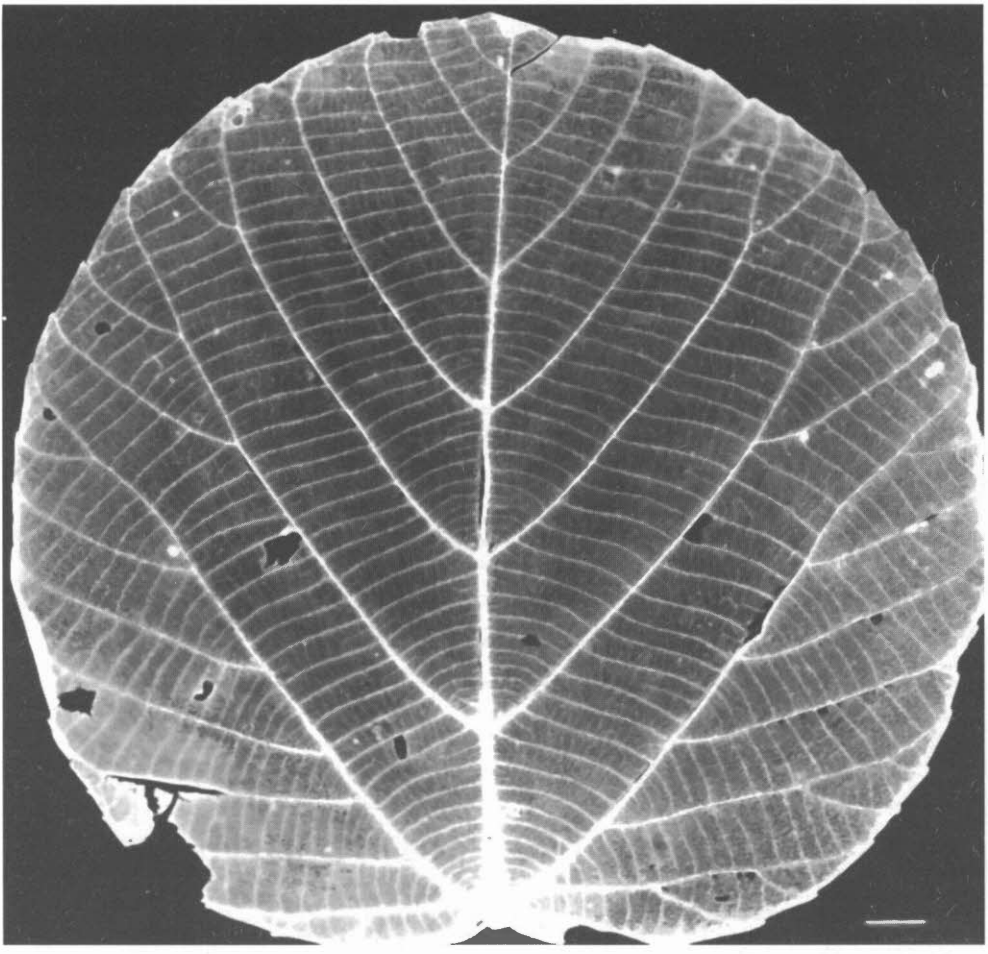

Figura 4. Venación de *C. pleiostemona* (*J. Murillo 1600*). (Barra = 1 cm).

Conceveiba se podría confundir por la venación pinnada semicraspedódroma con *Nealchornea* Huber un género de la tribu Stomatocalyceae, pero éste presenta exudado blanquecino e indumento de pelos simples (Murillo & Franco 1995). También podría confundirse con *Alchornea leptogyna* Diels. por la venación actinódroma, pero la presencia de 8 estambres fusionados, el ovario bicarpelar, los estigmas indivisos y la semilla plano convexa la separan de *Conceveiba*.

Rollet et al. (1990) basados en la arquitectura foliar de *C. guianensis* relacionaron la presencia de dientes grandes con la venación pinnada craspedódroma; sin embargo, el tamaño del diente es variable en otras especies del género con el mismo tipo de venación, inclusive en *C. guianensis*; por lo tanto en este estudio no se obtuvo la misma conclusión.

El patrón de venación terciaria, percurrente oblicua, es constante en todas las especies; sin embargo, su número es importante taxonómicamente para diferenciar a *C. rhytidocarpa* y *C. terminalis* con 6 a 9 venas, de las restantes especies las cuales poseen más de 10.

Tabla 1. Caracteres de la arquitectura foliar de las especies de la subtribu Conceveibinae. A. Al azar, AC. Actinódroma, AU. Ausentes, BD. Bien desarrolladas, BR. Broquidódroma, C. Curvado, CR. Craspedódroma, CU. Cuadrangular, D. Derecho, I. Incompletas, IP. Imperfectas, I. Irregulares, L. Lineares, NR. No ramificado, O. Oblicua, OR. Orientado, ORT. Ortogonal, P. Perpendicular, PEN. Pentagonal, PE. Percurrente, PO. Poligonal, R. Ramificado, RE. Redondeada, SCR. Semicraspedódroma

Especie	Venación	Vena primaria	Venas secundarias			Venas terciarias	
		Recorrido	No. de pares	Recorrido	Angulo de divergencia	Patrón	Número
C. guianensis	CR	D, NR	6 - 9	C, NR	52-65	O, PE	15-17
C. hostmanii	CR-SCR	D, NR	6 - 8	C, derecho en las basales, NR	55-70(-80)	O, PE	13-15
C. krukoffii	CR	D, NR	6 - 8	C, a veces R en las basales a D	40-70	O, PE	(10)18-24
C. latifolia	SCR. Ápice BR	D, NR	6 - 9	C, R en las basales	52-60(-70)	O, PE	12-19
C. martiana	AC	D, R	5 - 7	C, R	37-50	O a P, P	33 - 40
C. maynasensis	AC	D, R	8 - 9	C, a veces R en la base	45-52	O, PE	
C. parvifolia	SCR	D, NR	7 - 11	D, R, C hacia la base	37-50	O, PE	10-15
C. pleiostemona	AC	D, R	7 - 10	C, NR	45-65	O, PE	25-33
C. prealta	SCR	D, NR	6 - 8	D, R	50-57	O, PE	12-14
C. ptariana	AC	D, R	5 - 7	C, NR	30-52	O a P, P	23-28
C. rhytidocarpa	SCR	D, NR	7 - 10	D, C hacia la base	55-70	O, PE	7-8
C. santanderensis	CR	D, NR	8 - 12	C, a veces R en la base	48-67	O, PE	11 - 19
C. terminalis	SCR	D, NR	4 - 12	C, a veces en la base R o D	45-60	O, PE	6 - 9
C. tristigmata	SCR	D, NR	8 - 12	C, NR	55-75	O, PE	8 - 27

Especie	Trinales	Venas 4 orden	Venas 5 orden	Mayor orden de	Aréolas			Venulas
		Curso	Curso	Venación	Desarrollo	Arreglo	Forma	
C. guianensis	7-9	ORT-PE	ORT	6 - 7	I	A	I	L a dos veces R
C. hostmanii	6-7	ORT-PE	ORT	6 - 7	I	A	I	L, una
C. krukoffii	6-11	ORT-PE	ORT	6 - 7	I	A	I	L, a dos veces R
C. latifolia	3-7	ORT-PE	ORT	6 - 7	I	OR	I	L, 1 - 2 veces R, 1 - 2 venulas incluidas
C. martiana	11-15	ORT-PE	ORT	6	BD	OR	PO	L, 1 (-3), a veces R ó AU
C. maynasensis		ORT-PE	ORT	6	BD	OR	PO	ninguna
C. parvifolia	(3)5-8	ORT-PE	ORT	5 - 6	I	A	A	L, 1 - 4, a veces R
C. pleiostemona	7-10	ORT-PE	ORT	6	BD	OR	PEN a PO	Simples, L, C, a veces dos-R ó AU
C. prealta	5-7	ORT-PE	ORT	6 - 7	IP	OR	CU-PO	L, 1 (-2), a veces R o AU
C. ptariana	7-9	ORT-PE	ORT	5	BD	OR	PO-RE	ninguna
C. rhytidocarpa	5-8	ORT-PE	ORT	5 - 6	I	A	I	L, 1 - 2 (-3), a veces R
C. santanderensis	5-8	ORT-PE	A	6	IP	OR	PO	L, AU
C. terminalis	3-6	A	A	5	IP	OR	PO	L, AU
C. tristigmata	(3)5-8	ORT-PE	A	6	IP	OR	PO, I	Simples, L, C, a veces R ó AU

Levin (1986) propone que entre mayor sea el orden de venas más evolucionado será el taxón; sin embargo, en éste caso la diferencia del orden de las venas entre las especies no es tan grande para considerarlo como un indicador del grado de evolución. Por otra parte, Rollet et al. (1990) concluyen que el orden de venación tiene una relación directa con la altura de la planta, sin embargo, esto no ocurre en las especies de Conceveibinae.

Hay una gran variación en el patrón de venación de venas pequeñas. Esto se evidencia en el número variable de venas trinales, en el curso diferente de las venas de 4° y 5° orden, en el desarrollo y forma de las aréolas y en la cantidad y forma de las vénulas (Tabla 1). Estos resultados concuerdan con las apreciaciones de Rollet et al. (1990) quienes concluyeron que la familia Euphorbiaceae es muy heterogénea a nivel de venas pequeñas.

Las aréolas han sido consideradas de importancia taxonómica para definir y relacionar algunas especies de Euphorbiaceae, Lauraceae y Sapotaceae (Rollet et al. 1990). En este trabajo también se obtuvo ésta conclusión pues éste carácter permite separar

Universidad Nacional - Biblioteca
DESCARTO LEGAL

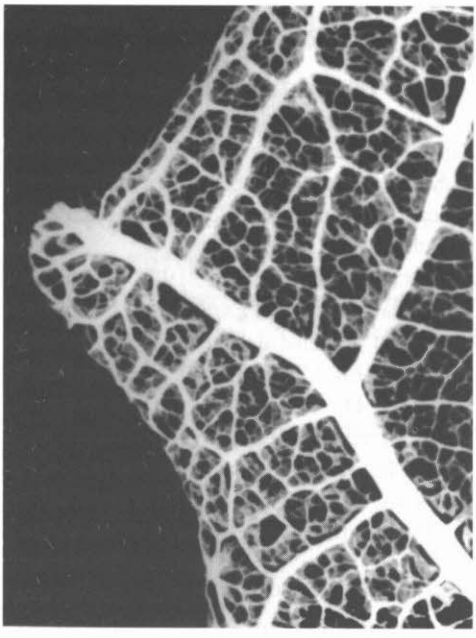

Figura 5. Venación marginal areolada de *C. guianensis* 120x.

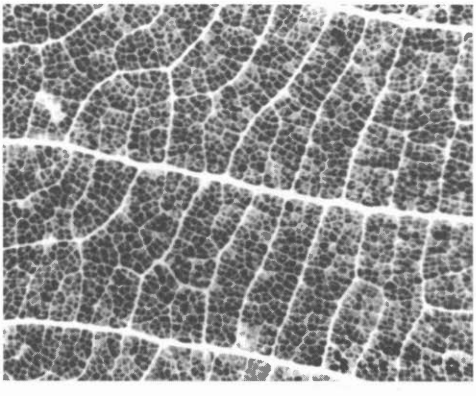

Figura 6. Aréolas de la lámina foliar de *C. pleiostemona* 10x.

las secciones de *Conceveiba*. El estudio de las aréolas también sirve para excluir de Conceveibinae a las especies africanas consideradas anteriormente dentro de *Conceveiba* (Breteler 1994, Thomas 1990), pues en estos taxones las aréolas están

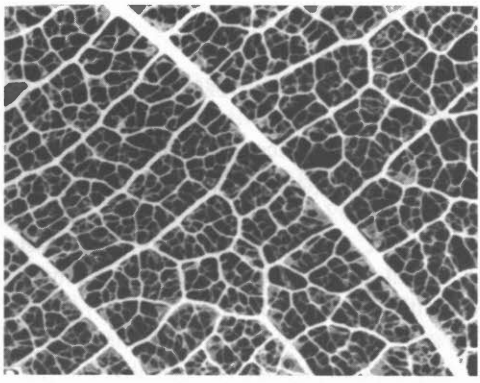

Figura 7. Aréolas de la lámina foliar de *C. guianensis* 5.5x.

ausentes, además, tienen venación marginal fimbrial (Murillo 2000 a), en tanto que en todas las especies de la subtribu ésta última es areolada. Por estas dos diferencias y por otros caracteres vegetativos y reproductivos (Murillo 2000 a, b), se considera que las especies africanas deben ser agrupadas dentro del género *Aubletiana* J. Murillo de la subtribu Alchorninae, tribu Alchornae (Murillo 2000 b).

AGRADECIMIENTOS

Este artículo hace parte mi tesis de Maestría en Biología, desarrollada en la Universidad Nacional de Colombia. El proyecto fue financiado por la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología del Banco de la República. A los herbarios COAH, COL, MEX, HUA, JAUM, MEDEL y U por permitir la revisión del material en sus instalaciones y a los herbarios AAU, CR, K, MO, NY, P, QCA, RB, U, UDBC y US por enviar colecciones en préstamo. A Clara Inés Orozco, directora de la tesis, por las sugerencias, revisión y colaboración durante el desarrollo del estudio. John Lynch corrigió el resumen en inglés. Con éste trabajo quiero recordar a Pilar Franco quien fue mi amiga, profesora, colega y muchas veces confidente, y de quien aprendí a querer la botánica y en general todo el trabajo sistemático.

LITERATURA CITADA

BRETELER, F. 1994. Novitates gabonenses (17). *Conceveiba leptostachys*, a new Euphorbiaceae from Gabon and Cameroun. Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique 63: 209-213

HICKEY, L. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. American Journal of Botany 60: 17-33.

HICKEY, L. & J. WOLFE. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. Annals of the Missouri Botanical Garden 62: 538-589.

JABLONSKI, E. 1967. Euphorbiaceae. In: B. Maguire (ed.), The Botany of the Guayana Highland-Part VII. Memoirs of the New York Botanical Garden 17: 80-190.

LEAL, C. 1951. Contribução ao estudo da familia Euphorbiaceae. Arquivos do Jardim Botanico do Rio de Janeiro 11: 63-69.

LEVIN, G. 1986. Systematic foliar morphology of Phyllanthoideae (Euphorbiaceae). I. Conspectus. Annals of the Missouri Botanical Garden 73: 29-85.

MCPHERSON, G. 1996. *Conceveiba parvifolia* (Euphorbiaceae), a new species from Panama and Colombia. Novon 5: 287-289

MURILLO, J. 1996. El género *Conceveiba* (Euphorbiaceae) en Colombia. Caldasia 18: 239-246.

MURILLO, J. 2000 a. Revisión sistemática de la subtribu Conceveibinae (Euphorbiaceae). Tesis de maestría en Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

MURILLO, J. 2000 b. Novedades en la tribu Alchornae (Euphorbiaceae). Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 24: 359-370.

MURILLO, J. & P. FRANCO. 1995. Las Euforbiáceas de la Región de Araracuara. Estudios en la Amazonia Colombiana. Vol IX. Editorial Presencia. Bogotá.

ROLLET, B., C. HOGERMANN & I. ROTH. 1990. Stratification of tropical forests as seen in leaf structure, part 2. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.

SEHGAL, L. & G. PALIWAL. 1974. Studies on the leaf anatomy of *Euphorbia*. II. Venation pattern. Botanical Journal of the Linnean Society 68: 173-203.

THOMAS, D. 1990. *Conceveiba* Aublet (Euphorbiaceae) new to Africa. Annals of the Missouri Botanical Garden 77: 856-858

WEBSTER, G. 1975. Conspectus of a new classification of the Euphobiaceae. Taxon 24: 593-601.

WEBSTER, G. 1994. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. Annals of the Missouri Botanical Garden 81: 33-144.

Anexo 1. Listado de ejemplares representativos de cada especie examinados en el estudio

C. guianensis J. Murillo 83 (COL)
C. hostmannii G. Leter, BBS 60 (U)
C. krukoffii B.A. Krukoff 6242, (MO)
C. latifolia J. Murillo 26 (COL)
C. martiana J. Murillo 72
C. maynasensis R. Vázquez 157 (AAU)
C. parvifolia R. Bernal 580 (COL)
C. pleiostemona J. Murillo 1600 (COL)
C. prealta B. Krukoff 6602 (U)
C. ptariana B. Holst 3407 (U)
C. rhytidocarpa A. P. Stevenson 298 (COL)
C. santanderensis D. Cárdenas 2581 (COL)
C. terminalis J. Murillo 258 (COL)
C. tristigmata J. Murillo 755 (COL)

Recibido: septiembre 10/2000
Aceptada: febrero 20/2001